



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Raphaela Aguiar de Castro

**HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA COMO ESTRATÉGIA
ADAPTATIVA DE SEMENTES DA EXÓTICA INVASORA**
***Leucaena leucocephala* (LAM.) DE WIT (FABACEAE)**

São Cristóvão
Sergipe – Brasil

2017

Raphaela Aguiar de Castro

**HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA COMO ESTRATÉGIA
ADAPTATIVA DE SEMENTES DA EXÓTICA INVASORA
Leucaena leucocephala (LAM.) DE WIT (FABACEAE)**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Vinicius Meiado.

Co-Orientadora: Profa. Dra. Bárbara França Dantas.

São Cristóvão

Sergipe – Brasil

2017

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**

Castro, Raphaela Aguiar de.
C355h Hidratação descontínua como estratégia adaptativa de
sementes da exótica invasora *Leucaena leucocephala* (LAM.) de
WIT (Fabaceae) / Raphaela Aguiar de Castro; orientador Marcos
Vinicius Meiado. – São Cristóvão, 2017.
55 f.: il.

Dissertação (mestrado em Ecologia e Conservação)–
Universidade Federal de Sergipe, 2017.

1. Sementes - Memória. 2. Germinação. 3. Fisiologia vegetal.
I. Meiado, Marcos Vinicius, orient. II. Título.

CDU 631.531

TERMO DE APROVAÇÃO

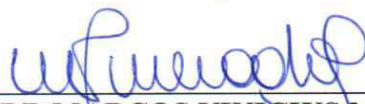
HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA COMO ESTRATÉGIA ADAPTATIVA DE SEMENTES DA EXÓTICA INVASORA *Leucaena leucocephala* (LAM.) DE WIT (FABACEAE)

por

RAPHAELA AGUIAR DE CASTRO

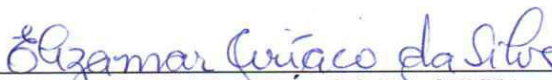
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

APROVADA pela banca examinadora composta por



DR MARCOS VINÍCIUS MEIADO

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



DRª ELIZAMAR CIRÍACO DA SILVA

Universidade Federal de Sergipe



DR. HUGO HENRIQUE COSTA DO NASCIMENTO

Universidade Federal de Alagoas

São Cristóvão/SE, 21 de fevereiro de 2018

Agradecimentos

À minha mãe, que faz tudo por mim, sempre cuidando de tudo com o maior zelo e amor. À minha irmã, que sempre me incentiva e que torna os dias mais leves e descontraídos. E ao meu pai, que me apóia sempre para eu trilhar meus caminhos. Tudo que eu faço é para orgulhar vocês, para que um dia eu possa devolver tudo que vocês fazem por mim. Eu os amo mais que tudo!

À toda minha família, que eu tenho muita sorte de fazer parte. Eu não troco os momentos com vocês por nada, mesmo que eu tenha que viajar quilômetros só para ficar umas horinhas perto. É meu amor maior do mundo.

Ao meu companheiro de todas as horas, Igor Tenreiro, que está sempre em prontidão para me ajudar. Muito obrigada por todos os momentos inesquecíveis que passamos juntos e por sempre se fazer presente, te amo!

À Marcos Meiado, que acredita mais em mim do que eu! Desde o início me deu forças para encarar o mestrado, e foi o melhor orientador que alguém poderia ter (lembrando que não há vagas e que eu não libero a minha tão cedo). Obrigada sobretudo por ser um grande amigo e não deixar eu me sentir sozinha, mesmo longe de casa. Que venham mais quatro anos!

Aos amigos que fiz no mestrado, cada um com seu jeito particular e especial. Foi um prazer conviver com vocês, eu aprendi muito sobre diversos assuntos. Só gostaria de ter convivido mais. Sempre me lembrarei de tudo que passamos juntos com muito carinho e sorriso no rosto.

Aos lafisianos e agregados, pela amizade e por toda ajuda de sempre. Aprendo muito com cada um de vocês. Sou muito feliz e orgulhosa por fazer parte dessa família. À Ayslan, que sempre me tira de casa para as melhores saídas e por me acolher até mesmo na sua família. Você não sabe como esses momentos foram importantes para mim. À Katiane,

melhor anfitriã do mundo, que no início me recebeu sem nem me conhecer e se tornou uma grande amiga. À Jackeline, sempre prestativa e com um sorriso no rosto. Espero continuar fazendo parte da sua trajetória.

Ao lasesianos, por me acolherem no laboratório, pela ajuda nos experimentos, pela paciência em me explicar as coisas e pelas nossas conversas e risadas, que tornaram os dias mais amenos. Em especial à Bárbara Dantas, que me recebeu na Embrapa, me co-orientou e batalhou comigo pelo desenvolvimento do meu trabalho. Cada conversa, por menor que seja, é sempre um aprendizado diferente. Agradeço muito por tudo.

Aos meus amigos da vida, em especial a Camila Luíza, que não mudam, mesmo com a distância, mesmo com o tempo e com os afazeres do dia a dia. Cada conversa e encontro trazem paz, conforto e felicidade, amo muito cada um. À Tamiris, Eric e Lílian, obrigada pelo prazer de conviver diariamente, aprendi muita coisa com vocês, e obviamente, me diverti bastante. À Joana que agora também irei conviver mais, muito obrigada pela amizade e por ser minha companheira no laboratório.

Aos professores que tive a honra de ser aluna. Estou muito feliz com a escolha que fiz para o mestrado e doutorado. Tenho certeza que os conhecimentos adquiridos me ajudarão a ser uma profissional melhor.

Aos membros da banca, Elizamar Ciriaco da Silva e Hugo Henrique Costa do Nascimento pela disponibilidade de contribuir com o trabalho.

Sumário

Lista de Figuras	1
Lista de tabelas	2
Apresentação	3
Fundamentação teórica	4
<i>Formação da semente e fisiologia da germinação</i>	4
<i>Hidratação descontínua de sementes em ambientes semiáridos</i>	7
<i>Invasão biológica</i>	9
<i>Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit</i>	11
Referências Bibliográficas	14
Artigo	22
Resumo	23
Introdução	25
Material e Métodos	27
Resultados	29
Discussão	32
Referências	37

Lista de Figuras

Figura 1. (A) Curva de embebição de sementes de <i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit (Fabaceae) e (B) Curvas de desidratação após embebição das sementes nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min).....	43
Figura 2. Germinabilidade (%) e taxa de germinação (1 / t50) de sementes de <i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação em diferentes tempos de hidratação (A e B - Tempo X: 6 h, C e D - Tempo Y: 13h e 30 min horas, E e F - Tempo Z: 16 h e 30 min), submetidos a estresse hídrico.....	44
Figura 3. Germinabilidade (%) e taxa de germinação (1 / t50) de sementes de <i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação em diferentes tempos de hidratação (A e B - Tempo X: 6 h, C e D - Tempo Y: 13h e 30 min horas, E e F - Tempo Z: 16 h e 30 min), submetidos a estresse salino.....	45
Figura 4. Germinabilidade (%) e taxa de germinação (1 / t50) de sementes de <i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos hidratação e desidratação em diferentes tempos de hidratação (A e B - Tempo X: 6 h, C e D - Tempo Y: 13h e 30 min horas, E e F - Tempo Z: 16 h e 30 min), submetidos a estresse térmico.....	46

Lista de tabelas

Tabela 1. Tempo médio de germinação (dias) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min) e submetidas a estresse hídrico nos potenciais de 0,0 (água destilada), -0,1; -0,3; -0,6; -0,9 MPa. Dados expressos como média \pm desvio padrão.....47

Tabela 2. Tempo médio de germinação (dias) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min) e submetidas a estresse salino nos potenciais de 0,0 (água destilada), -0,1; -0,3; -0,6; -0,9 MPa. Dados expressos como média \pm desvio padrão.....48

Tabela 3. Tempo médio de germinação (dias) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min) e submetidas a estresse térmico nas temperaturas constantes de 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40°C. Dados expressos como média \pm desvio padrão....49

Apresentação

Em ambientes semiáridos as chuvas irregulares determinam o processo germinativo das sementes presentes no local. Algumas sementes nativas da Caatinga são favorecidas com essa embebição irregular, que proporciona ciclos pré-germinativos de hidratação e desidratação. Esses ciclos podem aumentar a germinabilidade, reduzir tempo médio de germinação e melhorar o desempenho das sementes sob estresses abióticos. Para espécies nativas, essa estratégia adaptativa é favorável, porém, se exóticas invasoras possuírem essa característica aumentará as chances de invasão desses ambientes. A invasão de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae), por exemplo, já vem causando danos ao ecossistema nativo.

O entendimento dos prejuízos causados por invasões biológicas, principalmente em ambientes com condições adversas, como a Caatinga, motivou o estudo realizado nessa dissertação. *L. leucocephala* produz elevada quantidade de sementes, no ano todo, que formam bancos no solo. Comprovar que esses propágulos possuem estratégias adaptativas em ambientes semiáridos reforça a necessidade de manejar, controlar e erradicar a espécie, antes que os danos se tornem irreversíveis.

A dissertação será publicada na forma de artigo e será submetida à revista “Biological Invasions”, para que o assunto possa ser discutido a nível mundial. O texto a seguir inicia-se com uma fundamentação teórica a respeito dos temas abordados no artigo intitulado “Hidratação descontínua como estratégia adaptativa de sementes da exótica invasora *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae)”.

Fundamentação teórica

Formação da semente e fisiologia da germinação

A palavra semente é utilizada para designar um óvulo maduro, possuindo um eixo embrionário e reservas de nutrientes, envolvidas por um tegumento (Kramer e Kozlowski 1979). Essas reservas são responsáveis por manter as plântulas viáveis até que consigam se autossustentar fotossinteticamente (Bewley 1997). A função básica da semente é a propagação das espécies (Damião Filho e Môro 2001).

Cada espécie possui diferentes características morfofisiológicas nas sementes que determinam como ocorrerá o seu estabelecimento em campo. Algumas espécies produzem sementes ortodoxas e a dispersão ocorre com baixo teor de umidade e metabolismo reduzido, podendo permanecer viáveis no ambiente por um longo período de tempo, outras são recalcitrantes e devem germinar assim que dispersas, pois, a viabilidade tem baixa durabilidade (Castro et al. 2004a, Cardoso 2008, Barbedo et al. 2013). Essas sementes podem germinar em uma grande amplitude de condições ambientais favoráveis, sendo quiescentes, ou dormentes, respectivamente (Baskin e Baskin 2014). As sementes dormentes possuem algum mecanismo que bloqueia o seu metabolismo. Esse bloqueio pode ser em decorrência de um tegumento espesso e impermeável, que impede a absorção e perda de água, por conta do embrião estar subdesenvolvido ou subdiferenciado, e, ainda, devido às substâncias promotoras e inibidoras presentes nas sementes (Bewley e Black 1994). O fato é que a dormência é uma característica adaptativa que permite controlar o local e o período mais indicado para germinação das sementes e estabelecimento das plantas (Penfield e King 2009).

O início da germinação é caracterizado pelo processo de embebição, que consiste na entrada de água nas sementes, promovendo a reativação do metabolismo celular, paralisado nas fases finais da maturação (Cardoso 2008). Esse processo, normalmente, ocorre em três

fases (Bewley e Black 1994). A primeira é caracterizada pela entrada de água na semente através da diferença de potencial hídrico com o meio externo (Taiz e Zeiger 2004). Esse processo é puramente físico e promove a expansão das células (Bewley et al. 2013). Na segunda fase, as células cessam a capacidade de expandir e ocorre a estabilização da entrada de água. Os processos metabólicos que culminam no crescimento do embrião são ativados, proporcionando a protrusão radicular (Bewley e Black 1994; Castro et al. 2004b). Normalmente esta fase é lenta. Para Meiado et al. (2010), a protrusão radicular já indica a germinação propriamente dita da semente. Os processos seguintes são considerados a terceira etapa. Nesta, a água é novamente absorvida e inicia-se o alongamento do eixo embrionário, de forma rápida, que produz a formação da plântula (Castro et al. 2004a, Cardoso 2008).

Após o início do processo germinativo, as sementes ficam mais sensíveis às intempéries ambientais. Durante a embebição, a transição entre as fases determina a capacidade de tolerância das sementes à dessecação. Se a desidratação ocorrer até o final da fase II da embebição, a semente ainda é capaz de tolerar. Porém, na última fase, a água se torna essencial para o desenvolvimento das plântulas, que são altamente vulneráveis aos estresses ambientais (Castro et al. 2004b).

Dentre os fatores que coordenam a germinação das sementes e o seu estabelecimento inicial em campo estão os intrínsecos e extrínsecos à espécie. A fisiologia da semente compilada às condições ambientais determina a longevidade e a viabilidade das sementes no campo (Oliveira e Medeiros Filho 2007). Os estresses abióticos podem estar relacionados às condições hídricas, salinas e térmicas do meio.

Um dos fatores importantes para o sucesso da germinação e o consequente estabelecimento da espécie no meio é a disponibilidade de água. O déficit hídrico ou o seu excesso podem tanto promover quanto inibir a germinação (Cardoso 2008). Como visto, a água é primordial para o estabelecimento de uma espécie, principalmente na Caatinga, uma

Floresta Tropical Seca localizada, majoritariamente, na região Nordeste do Brasil, onde o maior pico de regenerantes é observado na estação chuvosa (Barbosa 2003, Meiado et al. 2012). A água proporciona a hidratação dos tecidos, amolecimento do tegumento, favorece a penetração do oxigênio e permite o transporte de nutrientes essenciais (Marcos Filho 2005). Em contrapartida, o excesso de água pode impedir a penetração do oxigênio, dificultando o processo metabólico, bem como, pode favorecer o ataque e o desenvolvimento de patógenos (Stamford et al. 2005).

Como a entrada de água nas sementes depende da diferença de potencial hídrico com o meio, o excesso de sais no solo pode prejudicar o processo germinativo (Cavalcante e Perez 1995, Cardoso 2008). A alta concentração dos íons diminui o potencial osmótico do solo e a água não consegue se deslocar para o interior das sementes (Taiz e Zeiger 2004). Além disso, o acúmulo de íons salinos no citosol poderão causar problemas de toxicidade nas plantas (Silveira et al. 2010). Em ambientes áridos, a alta evaporação da água das camadas superficiais do solo, unida à baixa precipitação, pode proporcionar esse excesso de íons no solo. Estima-se que grande parte desses ambientes é afetada pela salinidade (Cavalcante e Perez 1995). O potencial osmótico no solo, causado pela falta de água ou excesso de íons, proporciona um limite para ocorrência das espécies. Segundo a Lei da Tolerância de Shelford, para cada espécie, existem amplitudes de tolerância, com limites mínimos e máximos, aos fatores ecológicos, dentro das quais sua existência é possível (Shelford 1913).

Os processos metabólicos das sementes também são regulados pela temperatura, a temperatura ótima e a faixa de amplitude ideal são variáveis para cada espécie (Carvalho e Nakagawa 2000). Segundo os autores, as reações químicas dependem de temperaturas específicas, nas quais o processo se realiza mais rápida e eficientemente. Essa faixa é caracterizada por uma temperatura mínima e uma máxima, que limita a ocorrência da espécie nos ambientes (Meiado et al. 2016). Normalmente, abaixo ou acima destas, a germinação se

torna nula (Floss 2004). Na temperatura ótima ocorrem as maiores taxas de velocidade, percentagem e uniformidade de germinação (Marcos Filho 2005). Na Caatinga, muitas espécies possuem germinação ótima nas temperaturas entre 30 e 35°C (Meiado et al. 2010, 2012, 2016). Segundo Meiado et al. (2016), a temperatura ideal de germinação de 25 espécies de Cactaceae é 30°C, sendo que muitas delas são rupícolas e ocorrem em áreas de lajedo, onde a temperatura é sempre maior do que a do solo. Para algumas espécies de Fabaceae, como *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. (Holanda et al. 2015); *Luetzelburgia auriculata* (Alemão) Ducke (Nogueira et al. 2012) e *Clitoria fairchildiana* R.A. Howard. (Alves et al. 2012), a faixa ótima de temperatura está entre 25 e 30°C.

Hidratação descontínua de sementes em ambientes semiáridos

Ambientes semiáridos são caracterizados por apresentarem precipitações escassas e irregulares ao longo do ano (Kigel 1995). Essa característica influencia intensamente a germinação das espécies que ocorrem nesses ambientes. Para o início do processo germinativo, as sementes dependem de condições favoráveis (Baskin e Baskin 2014). Por conta da irregularidade das chuvas no semiárido, o processo de embebição é constantemente interrompido. Essa interrupção ocorre principalmente porque as sementes ficam armazenadas nas camadas mais superficiais do solo, onde a água é rapidamente lixiviada e evaporada (Kigel 1995, Meiado et al. 2012). Nesses casos, naturalmente as sementes perdem água absorvida juntamente com a secagem do solo. Porém, algumas espécies possuem a capacidade de interromper o processo de embebição, quando há a secagem do solo, e retornar, quando ocorre uma próxima chuva, sem danos em seus tecidos internos (Dubrovsky 1998, Meiado et al. 2012, Meiado 2013). Assim, a hidratação dessas sementes passa a ser descontínua, ocorrendo ciclos de hidratação e desidratação.

Segundo Baskin e Baskin (2014), a primeira hidratação ativa mecanismos bioquímicos que culminariam na sua germinação das sementes e a secagem cessa esse processo. Quando entram novamente em contato com a água, os processos metabólicos são reativados ao invés de começar do zero (Dubrovsky 1996). Por essa razão, as sementes germinam mais rapidamente após a reidratação e apresentam uma germinação mais sincronizada (Dubrovsky 1996, Rito et al. 2009, Meiado 2013).

A hidratação descontínua também pode proporcionar às espécies um aumento da tolerância ao estresse hídrico (Lima e Meiado 2017). Isto porque genes específicos são ativados nos processos de hidratação e desidratação (HD), que aumentam o índice de sobrevivência das sementes em situações adversas (Dubrovsky 1996, 1998). Em revisão, Meiado (2013) cita trabalhos realizados com espécies nativas em ambientes semiáridos que comprovaram os fatos citados. Lima e Meiado (2017) encontraram diferentes respostas em populações de *Pilosocereus catingicola* (Gürke) Byles & Rowley subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae) em regiões de Caatinga e Restinga, mas ambas demonstraram maior tolerância das sementes aos estresses hídrico e salino, após a passagem pelos ciclos de hidratação e desidratação. Lima et al. (2018) também comprovaram a presença de memória hídrica em sementes de *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) H.S. Irwin & Barneby, indicando uma aquisição de tolerância ao estresse hídrico após a passagem pelos ciclos de HD. Nascimento (2016) observou o mesmo efeito no aumento da tolerância ao estresse hídrico, salino e térmico nas sementes de *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul, *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong e *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W. Jobson. Porém, em sementes de *Pterogyne nitens* Tul., não foi observada a presença da memória hídrica.

Invasão biológica

As espécies nativas são definidas como aquelas espécies presentes em um determinado local, devido à sua própria capacidade dispersiva e competência ecológica. Estas evoluíram ali ou em outros locais e se dispersaram sem ajuda humana, até atingir sua atual distribuição geográfica (Moro et al. 2012). Diferentemente, espécies exóticas são todas aquelas introduzidas fora da sua área de distribuição natural (CBD 2005), que não ocorreriam se não houvesse a introdução intencional ou acidental (Moro et al. 2012). Normalmente, a introdução dessas espécies ocorre devido às características intrínsecas, favoráveis ao homem, seja para fins alimentícios, madeireiros, forrageiros ou ornamentais. Essas espécies exóticas podem se tornar invasoras quando passam a se reproduzir, se dispersar e manter uma população viável na nova região geográfica (Moro et al. 2012).

Essa disseminação é favorecida quando o ecossistema nativo está em desequilíbrio. Nessa condição, processos ecológicos desfavorecidos com a redução de espécies nativas acabam sendo realizados por exóticas (Ziller 2001). Além disso, as exóticas invasoras não encontram, nos ambientes invadidos, seus competidores, predadores e parasitas naturais, que mantém a sua população em equilíbrio na região de origem (Ziller 2001).

Características comuns entre espécies invasoras vegetais também facilitam o processo de invasão, como altas taxas de reprodução e dispersão (Rejmánek et al. 2005) e rápida capacidade de crescimento (Sampaio e Schmidt 2013). Além disso, destaca-se a versatilidade nas formas de reprodução, a maturação precoce de propágulos e os longos períodos de floração e frutificação em diferentes épocas (Ziller 2000). Além disso, a alta pressão de propágulo também é importante para a capacidade de invasão de uma espécie (Colautti et al. 2006). Espécies exóticas invasoras, normalmente, possuem mecanismos de dormência em suas sementes que permitem manter longevidade no solo e favorecem seu processo de dispersão e estabelecimento (Bewley 1997).

Como consequência desses fatores, a invasão biológica ocorre amplamente e é considerada uma das piores causas de perda da biodiversidade do mundo (Ziller 2001). As espécies invasoras alteram o funcionamento ecológico das comunidades nativas invadidas (Ziller 2000, 2001). Elas ocupam o espaço físico das nativas, causando o deslocamento de espécies, homogeneização da flora, perda de populações e de diversidade local ou regional (Parker et al. 1999, Ziller 2000, 2001). Assim, certos ciclos ecológicos são quebrados, interferindo na resiliência dos ambientes nativos. Algumas espécies ainda possuem potencial alelopático, dificultando ou impedindo a germinação e o desenvolvimento inicial das nativas (Fabricante 2013). Híbridos podem ser gerados, ao cruzar com espécies nativas e eliminar genótipos originais (Parker et al. 1999, Ziller 2000). Além disso, a ausência de espécies vegetais nativas e dominância de invasoras também causam mudanças de hábitat da fauna (Parker et al. 1999).

A presença de exóticas invasoras ainda causa impactos nas características edáficas. Materiais exóticos introduzidos no solo podem ser de difícil decomposição pelos micro-organismos nativos, interferindo na ciclagem de nutrientes (Ziller 2001). A interferência negativa na estrutura do ecossistema pode causar desregulação do balanço hídrico (Ziller 2000, 2001), especialmente quando há inversão da formação herbáceo-arbustiva em arbórea. Pode haver, ainda, modificação no regime de incêndios naturais, causando destruição de banco de sementes do solo (Ziller 2000, 2001).

As invasões biológicas também afetam diretamente o homem em suas atividades socioeconômicas. Danos são provocados na agricultura e na pecuária, como a perda de valor econômico de terras invadidas e até mesmo na saúde humana (Fabricante e Siqueira Filho 2012).

Segundo Almeida et al. (2015), na Caatinga já são registradas 205 espécies de angiospermas exóticas, distribuídas em 48 famílias. Dentre as famílias mais numerosas

encontram-se Poaceae e Fabaceae, representando quase 50%, seguido das famílias Solanaceae, Convolvulaceae, Amaranthaceae e Lamiaceae (Fabricante e Siqueira Filho 2012, Almeida et al. 2015). Alguns casos de invasão são amplamente conhecidos, como o da *Prosopis* spp. (algaroba), formando densas populações que afetam severamente a composição, diversidade e estrutura do ecossistema nativo invadido (Pegado et al. 2006).

Dentre as formas de manejo de invasoras vegetais, podem ser realizadas técnicas de controle mecânico, químico e biológico. A escolha dependerá das características da espécie invasora e do nível de invasão, podendo ser utilizada a compilação de técnicas (Wittenberg e Cock 2001). Normalmente, esses procedimentos se tornam caros e inviáveis. Os custos estimados, decorrentes da presença de espécies exóticas invasoras no Brasil podem ultrapassar os US\$ 100 bilhões anuais (MMA 2009). Se contar com a extinção de espécies, a perda de biodiversidade e serviços ecossistêmicos prestados, que não possuem valores monetários equivalentes, o custo será bem maior (MMA 2009).

Enquanto medidas não são tomadas a respeito da presença dessas espécies, a invasão continuará em progressão (Pivello 2006). Na realidade, o melhor procedimento a ser tomado com as invasões biológicas é para evitar ou impedir as novas introduções (Ziller 2000). O conhecimento florístico sobre essas espécies, de como se comportam em locais diferentes da sua região de origem e se há histórico de invasão podem subsidiar o planejamento e monitoramento da introdução e manejo de espécies exóticas (Poorter e Ziller 2004).

***Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit**

Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit, conhecida popularmente como leucena, pertence a família Fabaceae originária da América Central (Alves et al. 2014). Porém, essa espécie é encontrada com ampla distribuição no mundo, com registros de invasão em todos os continentes. Segundo levantamento da distribuição de *L. leucocephala* pelo mundo, feita por

Walton (2003), a espécie pode ser encontrada em mais de 105 países dos trópicos e subtropicais. Em alguns destes, como em países da África do Sul (Olckers 2011), nas ilhas japonesas no Noroeste do Pacífico (Yoshida e Oka 2004), no Hawaii (Pier 2002) e na Austrália (Walton 2003), a espécie já foi relatada causando prejuízos irreversíveis aos ecossistemas nativos.

No Brasil, *L. leucacephala* foi introduzida no início da década de 1940 (Alves et al. 2014) incentivada por órgãos públicos, em decorrência do seu potencial madeireiro, forrageiro, como adubo verde (Franco e Souto 1986) e por possuir atributos favoráveis ao seu estabelecimento em áreas degradadas (Lima 1982). Atualmente, ocorre em todos os domínios fitogeográficos (Morim e Lima 2015), com menor incidência na Caatinga (pontos de ocorrência observados no Specielink) (CRIA 2017). Nesse ecossistema, a espécie ocupa sítios naturais degradados, especialmente ambientes ciliares, pastagens, áreas agrícolas e ambientes ruderais (Alves et al. 2014).

Segundo Alves et al. (2014), nos ambientes invadidos, a espécie é capaz de afetar a recuperação da biodiversidade e da estrutura de ecossistemas nativos (também demonstrado por Yoshida e Oka 2004), promover a homogeneização da flora, reduzir significativamente a germinação e o desenvolvimento de outras espécies através de aleloquímicos, causar intoxicação animal quando em excesso, diminuir a qualidade de pastagens, além de ser hospedeira de pragas e doenças.

Essa espécie ainda possui características que favorecem o processo invasivo, como rápido crescimento (Franco e Souto 1986), curto período pré-produtivo (Costa e Durigan 2010), florescimento o ano todo com alta produção de sementes ($23,6 \pm 4,2$ sementes/fruto) e densidade média do estrato regenerante de $2.760 \pm 469,9$ indivíduos/ha e dos adultos de $2.620 \pm 457,8$ indivíduos/ha (Alves et al. 2014). Ainda, de acordo com Fonseca (2006), *L. leucocephala* é uma planta do tipo r estrategista, com alto investimento em reprodução. A

dispersão de *L. leucocephala* é prioritariamente autocórica (Costa e Durigan 2010), diferindo da maioria das invasoras.

Dalmolin et al. (2011) comprovaram que as sementes dos sítios invadidos por *L. leucocephala* podem ser encontradas apenas até 15 m de distância, demonstrando que a capacidade de distribuição natural da espécie é restrita. Em contrapartida, a alta produção de propágulos proporciona uma chuva de mais de 1500 sementes m⁻², com pelo menos 50% permanecendo no solo durante dois anos (Marques et al. 2014). Além disso, as sementes de *L. leucocephala* possuem dormência tegumentar (Teles et al. 2000) que, segundo Grus et al. (1984), favorece a sua manutenção no solo, preservando seu conteúdo hídrico por um maior tempo.

O controle e a erradicação de *L. leucocephala* podem ser realizados através do corte basal do tronco, seguido de aplicação de herbicida (Olckers 2011), visto que a espécie consegue rebrotar, mesmo após cortes sucessivos (Drumond e Ribaski 2010). Alguns estudos indicaram também o uso de controle biológico, com insetos predadores de sementes (Shoba e Olckers 2010, Sharratt e Olckers 2012). Em todo caso, o conhecimento morfofisiológico da espécie é essencial para tomada de decisões do manejo mais adequado.

Referências Bibliográficas

- Almeida WR, Lopes AV, Tabarelli M, Leal IR (2015) The alien flora of Brazilian Caatinga: deliberate introductions expand the contingent of potential invaders. *Biol Invasions* 17: 51-56.
- Alves JS, Reis LBO, Silva EKC, Fabricante JR, Siqueira Filho JA (2014) *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. J.R. Em: Fabricante JR (ed), Plantas exóticas e exóticas invasoras da Caatinga, 4. Bookes, Florianópolis, pp 13.
- Alves MM, Alves EU, Bruno RLA, Silva KRG, Santos-Moura SS, Barrozo LM, Araújo LR (2012) Potencial fisiológico de sementes de *Clitoria fairchildiana* R. A. Howard. -*Fabaceae* submetidas a diferentes regimes de luz e temperatura. *Ciência Rural* 42(12): 2199-2205.
- Barbedo CJ, Centeno DC, Figueiredo-Ribeiro RCL (2013) Do recalcitrant seeds really exist? *Hoehnea*, São Paulo, 40(4): 583-593.
- Barbosa DCA (2003) Estratégias de germinação e crescimento de espécies lenhosas da Caatinga com germinação rápida. Em: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds.) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitaria da UFPE, Recife , pp 625-656.
- Baskin CC, Baskin JM (2014) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- Bewley JD (1997) Seed Germination and Dormancy. *The Plant Cell* 9: 1055-1066.
- Bewley JD, Black M (1994) *Seed: physiology of development and germination*. New York: Plenum, pp. 445.
- Bewley JD, Bradford KJ, Hilhorst HWM, Nonogaki H (2013) *Seeds: physiology of development, germination and dormancy*. Springer, Heidelberg.
- Cardoso VJM (2008) Germinação. Em: Kerbauy GB (ed.) *Fisiologia Vegetal*. Editora Guanabara, Rio de Janeiro, pp 386-408.
- Carvalho NM, Nakagawa J (2000) *Sementes: ciência, tecnologia e produção*. Funep, Jaboticabal.

- Castro RD, Bradford KJ, Hilhorst HWM (2004a) Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. Em: Ferreira AG, Borghetti F (orgs.) Germinação: do básico ao aplicado, 1 ed, Artmed, Porto Alegre, pp 69-92.
- Castro RD, Bradford KJ, Hilhorst HWM (2004b) Embebição e reativação do metabolismo. Em: Ferreira AG, Borghetti F (orgs.). Germinação: do básico ao aplicado, 1 ed, Artmed, Porto Alegre, pp 149-162.
- Cavalcante, AMB, Perez, SCGA (1995) Efeitos da temperatura sobre a germinação de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. Revista brasileira de sementes 17 (1): 1-8.
- CBD (2005) Handbook of the Convention on Biological Diversity Including its Cartagena Protocol on Biosafety. 3ed. Montreal, Convention on Biological Diversity.
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. Biological Invasions 8(5): 1023-1037.
- Costa JNMN, Durigan G (2010) "*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae): invasive or ruderal?". Revista Árvore 34(5): 825-833.
- CRIA (2017) SpeciesLink "*Leucaena leucocephala*". <http://splink.cria.org.br/>. Acessado em 20 de dezembro de 2017.
- Dalmolin MFS, Malavasi UC, Malavasi MM (2011) Dispersão e germinação de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit na Região Oeste do Paraná. Semina 32(1): 355-362.
- Damião Filho CF, Môro FV (2001) Morfologia externa das espermatófitas. FUNEP, Jaboticabal, pp 101.
- Drumond MA, Ribaski J (2010) Leucena (*Leucaena leucocephala*): leguminosa de uso múltiplo para o semiárido brasileiro. Colombo, Embrapa Florestas, Petrolina, Embrapa Semiárido. Comunicado técnico, 142.
- Dubrovsky JG (1996) Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. American Journal of Botany 83:624-632.

Dubrovsky JG (1998) Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125: 33-39.

Fabricante JR (2013) Plantas exóticas e exóticas invasoras da Caatinga. Bookess, Florianópolis.

Fabricante JR, Siqueira Filho JA (2012) Plantas exóticas e invasoras das caatingas do rio São Francisco. Em: Siqueira Filho JA (org) A flora das caatingas do rio São Francisco: história natural e conservação, Andrea Jakobsson, Rio de Janeiro, pp 367-393.

Floss EL (2004) Fisiologia das Plantas Cultivadas: o estudo que está por trás do que se vê. UPF, Passo Fundo.

Fonseca NG (2006) Performance da planta invasora *Leucaena leucocephala* (Leguminosae): importância da reprodução, predação de sementes, germinação, plasticidade e habilidade competitiva das plântulas no processo de invasão. Dissertação de mestrado pela UFMG, Belo Horizonte, MG.

Franco AA, Souto SM (1986) *Leucaena leucocephala* - uma leguminosa com múltiplas utilidades para os trópicos. Seropédica, EMBRAPA - UAPNPBS. Comunicado técnico: n. 2.

Grus VM, Demattê MESP, Graziano TT (1984) Germinação de sementes de pau-ferro e cassia-javanesa submetidas a tratamentos para quebra de dormência. *Revista Brasileira de Sementes* 6(2): 29-35.

Holanda AER, Medeiros Filho S, Diogo IJS (2015) Influência da luz e da temperatura na germinação de sementes de sabiá (*Mimosa caesalpiniiifolia* benth. - Fabaceae). *Gaia Scientia*, 9(1): 22-27.

Kigel J (1995) Seed germination in arid and semiarid regions. Em: Kigel J., Galili G. (eds). *Seed development and germination*. Marcel Dekker, New York, pp. 645-699.

Kramer PJ, Kozlowski TT (1979) *Physiology of woody plants*. Academic Press, Orlando.

Lima PCF (1982) Comportamento de *Leucaena leucocephala* (Lam) DE WIT comparado com *Prosopis juliflora* (SW) DC e *Eucalyptus alba* Reinw Ex Blume em Petrolina (PE), região semi-árida do Brasil. Dissertação de mestrado pela UFPR, Curitiba, PR.

Lima AT, Meiado MV (2017) Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. *Seed Science Research* 27: 1-11.

Lima AT, Meiado MV, Dantas BF (2018) Does discontinuous hydration of *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin & Barneby var. *excels* (Schrad.) H. S. Irwin & Barneby (Fabaceae) seeds confer greater tolerance to water stress during seed germination? *Journal of Seed Science* 40.

Marcos Filho J (2005) Fisiologia de Sementes de Plantas Cultivadas. FEALQ, Piracicaba.

Marques AR, Costa CF, Atman APF, Garcia QS (2014) Germination characteristics and seedbank of the alien species *Leucaena leucocephala* (Fabaceae) in Brazilian forest: ecological implications. *Weed Research* 54: 576-583.

Meiado MV (2013) Evidências de memória hídrica em sementes da Caatinga. Em: Stelmann JR, Isaias RMS, Modolo LV, Vale FHAE, Salino A. (orgs.). *Anais do 64º Congresso Nacional de Botânica: botânica sempre viva*. Belo Horizonte: Sociedade Botânica do Brasil. pp 89-94.

Meiado MV, Albuquerque LSC, Rocha EA, Rojas-Aréchiga M, Leal IR. 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant Species Biology* 25:120-128.

Meiado MV et al. (2012) Diásporos da Caatinga: uma revisão. Em: Siqueira Filho JA (Org.). *Flora das Caatingas do Rio São Francisco – Historia Natural e Conservação*. Andrea Jakobsson Estudio Editorial, Rio do Janeiro, pp 306-365.

- Meiado MV, Rojas-Aréchiga M, Siqueira-Filho JA, Leal IR (2016) Effects of light and temperature on seed germination of cacti of Brazilian ecosystems. *Plant Species Biology* 31: 87-97.
- MMA (2009) Resolução Conabio nº 5 de 21 de outubro de 2009: Dispõe sobre a estratégia nacional sobre espécies exóticas invasoras. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. p 27.
- Morim MP, Lima HC (2015) *Leucaena* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB23050>. Acessado em 20 de dezembro de 2017.
- Moro MF, Souza VC, Oliveira-Filho AT, Queiroz LP, Fraga CN, Rodal MJN, Araújo FS, Martins FR (2012) Alienígenas na sala: o que fazer com espécies exóticas em trabalhos de taxonomia, florística e fitossociologia? *Acta Botanica Brasilica*, 26: 991-999.
- Nascimento JPB (2016) Hidratação descontínua de sementes como nova alternativa para a produção de mudas destinadas à recuperação de ambientes degradados na Caatinga. Dissertação de Mestrado pela Universidade Federal de Sergipe, UFS, Aracaju, SE.
- Nogueira FCB, Silva JWL, Bezerra AME, Medeiros Filho S (2012) Efeito da temperatura e luz na germinação de sementes de *Luetzelburgia auriculata* (Alemão) Ducke – Fabaceae. *Acta Botanica Brasilica* 26(4): 772-778.
- Olckers T (2011) Biological control of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) in South Africa: a tale of opportunism, seed-feeders and unanswered questions. *African Entomology* 19: 356-365.
- Oliveira AB, Medeiros Filho S (2007) Influência de tratamentos pré-germinativos, temperatura e luminosidade na germinação de sementes de leucena, cv. Cunningham. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias* 2(4): 268-274.

- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L. (1999) Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19.
- Pegado CMA, Andrade LA, Felix LP, Pereira IM (2006) Efeitos da invasão biológica de algaroba - *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. sobre a composição e a estrutura do estrato arbustivo-arbóreo da caatinga no Município de Monteiro, PB, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(4): 887-898.
- Penfield S, King J (2009) Towards a systems biology approach to understanding seed dormancy and germination. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276: 3561-3569.
- Pier (2002) *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, Mimosaceae, <http://www.hear.org/pier/leleu.htm>. Acessado em 10 de dezembro de 2017.
- Pivello VR (2006) Manejo de fragmentos de cerrado visando a conservação da biodiversidade. In: Scariot JC, Sousa-Silva, JM Felfili (orgs.) *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp 402-413.
- Poorter M, Ziller SR (2004) Biological contamination in protected areas: the need to act and turn the tide of invasive alien species. Em: Milano MS, Takahashi LY, Nunes ML (org.). *Unidades de Conservação: Atualidades e Tendências*. Curitiba: Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, pp 118-131.
- Rejmánek M, Richardson DM, Pysek P (2005) Plant invasions and invasibility of plant communities. Em: Van Der Maarel E. (ed.), *Vegetation ecology*, Oxford, Blackwell Publishers: p.332-355.
- Rito KF, Rocha EA, Leal IR, Meiado MV (2009) As sementes de mandacaru tem memória hídrica? *Boletín de La Sociedad Latino americana y del Caribe de Cactaceas y otras Suculentas* 6: 26-31.

- Sampaio AB, Schmidt IB (2013) Espécies Exóticas Invasoras em Unidades de Conservação Federais do Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 3(2): 32-49.
- Sharratt MEJ, Olckers T (2012) The Biological Control Agent *Acanthoscelides macrophthalmus* (Chrysomelidae: Bruchinae) Inflicts Moderate Levels of Seed Damage on Its Target, the Invasive Tree *Leucaena leucocephala* (Fabaceae), in the KwaZulu-Natal Coastal Region of South Africa. *African Entomology* 20(1): 44-51.
- Shelford VE (1913) Animal communities in temperature America as illustrated in the Chicago region. *Bulletin of the Geographical Society of Chicago*, University of Chicago Press, Chicago.
- Shoba Z, Olckers T (2010) Reassessment of the biology and host range of *Acanthoscelides macrophthalmus* (Chrysomelidae: Bruchinae), a seedfeeding beetle released for the biological control of *Leucaena leucocephala* in South Africa. *African Entomology* 18(1): 1-9.
- Silveira JAG, Silva SLF, Silva EM, Viégas RA (2010) Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. In: Gheyi HR, Dias NS, Lacerda CF (Edits). *Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados*. 1. ed. Fortaleza: INCTSal. pp. 161-18.
- Stamford NP, Rodrigues JJV, Heck RJ, Andrade DEGT (2005) Propriedades físicas e químicas dos solos. Em: Michereff SJ, Andrade DEGT, Menezes M. (eds.) *Ecologia e manejo de patógenos radiculares em solos tropicais*. Imprensa Universitária, Recife, pp 41-60.
- Taiz L, Zeiger E (2004) *Fisiologia vegetal*. 3ed. Artmed, Porto Alegre.
- Teles MM, Alves AA, Oliveira JCG, Bezerra AME (2000) Métodos para a quebra da dormência em sementes de leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit). *Revista Brasileira de Zootecnia* 29(2): 387-391.
- Walton CS (2003). *Leucaena (Leucaena leucocephala) in Queensland*. Pest Status Review Series. Department of Natural Resources and Mines, Brisbane, Queensland.

Wittenberg R, Cock MJW (2001) Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices. CABI International, Oxfordshire.

Yoshida K, Oka S (2004) Invasion of *Leucaena leucocephala* and its effects on the native plant community in the Ogasawara (Bonin) Islands. *Weed Technology* 18: 1371-1375.

Ziller SR (2000) A estepe gramíneo-lenhosa no segundo planalto do Paraná: diagnóstico ambiental com enfoque à contaminação biológica. Tese de Doutorado em Ciências Florestais, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.

Ziller SR (2001) Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. *Ciência Hoje* 30(178): 77-79.

Artigo

A ser submetido ao periódico Biological Invasions

Hidratação descontínua como estratégia adaptativa de sementes da exótica invasora

***Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) na Caatinga**

¹Raphaella Aguiar de Castro; ²Marcos Vinicius Meiado; ³Bárbara França Dantas

¹ Mestranda no Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe,

Itabaiana, Sergipe. rapha.aguiarcastro@hotmail.com. (79) 99100-7006.

² Professor doutor da Universidade Federal de Sergipe, Itabaiana, Sergipe.

³ Pesquisadora doutora da Embrapa Semiárido, Petrolina, Pernambuco.

Resumo

A passagem de sementes por ciclos de hidratação e desidratação permite a manutenção da viabilidade de espécies em ambientes áridos e semiáridos, com vantagens na germinabilidade e aumento de tolerância a estresses abióticos. Se espécies exóticas invasoras possuírem essa estratégia adaptativa seria mais uma vantagem sobre as nativas no processo de invasão. Dentre as invasoras, na Caatinga, destaca-se a *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. O objetivo deste estudo foi determinar se *L. leucocephala* possui memória hídrica nas sementes e avaliar se a hidratação descontínua confere maior tolerância aos estresses abióticos. Para tal, foi determinada a curva de embebição da espécie, onde foram determinados três pontos correspondentes aos tempos X, Y, e Z. Com esses tempos, as sementes foram submetidas aos ciclos de hidratação e desidratação com posterior análise de germinação sem estresse, para avaliar a influência dos ciclos na memória hídrica, e sob estresses hídrico, salino (-0,1; -0,3; -0,6 e -0,9 MPa) e térmico (10 à 40 °C). Os resultados foram submetidos à análise de variância fatorial com três fatores (tempos de hidratação, ciclos

de HD e potenciais osmóticos) e as médias comparadas *a posteriori* pelo teste de Tukey. Também foi realizada uma modelagem para determinar limites de potenciais osmóticos e de temperatura para ocorrência de *L. leucocephala*. As sementes da exótica invasora não possuem memória hídrica, com baixa tolerância ao estresse hídrico. De acordo com a modelagem, sem passar pelos ciclos, a tolerância máxima de estresse hídrico é de -1,65 MPa. *L. leucocephala* é resistente à salinidade do solo e os ciclos aumentam a tolerância, nos maiores estresses, chegando a valores inferiores à -2,0 MPa, de acordo com a modelagem. *L. leucocephala* possui ampla tolerância a mudanças de temperatura, sem diferença de 15 à 35° C e influência positiva da passagem pelos ciclos na maior temperatura testada. A plasticidade de *L. leucocephala*, que não é prejudicada com a hidratação descontínua e melhora desempenho após os ciclos de HD, sob estresse mais elevados de salinidade e de temperatura, ressalta a necessidade de controlar e erradicar a formação de seus bancos de sementes na Caatinga.

Palavras-chave: Memória hídrica; tolerância; estresses abióticos; alóctone; semiárido; leucena.

Introdução

Na Caatinga, uma Floresta Tropical Seca localizada na região Nordeste do Brasil, a precipitação escassa torna a disponibilidade de água no solo irregular ao longo do tempo, principalmente nas camadas mais superficiais, onde as sementes permanecem após a dispersão (Meiado et al. 2012). Nesses locais, a água é rapidamente lixiviada e evaporada. Como consequência, as sementes possuem o processo de embebição constantemente interrompido, ocorrendo ciclos de hidratação e desidratação (HD) (Meiado et al. 2012, Meiado 2013). Algumas espécies que passam por esse processo germinam mais rápido após a reidratação e com maior sincronização (Rito et al. 2009, Meiado 2013), como comprovado para espécies nativas da Caatinga (Meiado 2013, Lima et al. 2018). Segundo Baskin e Baskin (2014), esse fato ocorre porque fisiologicamente as sementes começam as alterações bioquímicas necessárias à germinação, logo que se inicia a absorção e, quando há a perda de água do solo, interrompem as atividades metabólicas e retomam, quando ocorre uma próxima chuva. Por isso, o processo é conhecido como memória hídrica e permite a manutenção da viabilidade de sementes em ambientes áridos (Dubrovsky 1996).

De acordo com Dubrovsky (1996, 1998), as sementes que conseguem preservar as características resultantes da hidratação prévia ainda desenvolvem um elevado índice de sobrevivência durante a dessecação. Isso ocorre porque genes específicos são ativados nos processos de hidratação e desidratação, que aumentam o índice de sobrevivência das sementes em situações adversas. Assim, se essa característica adaptativa ocorrer apenas nas espécies nativas da Caatinga, ela pode ser considerada uma vantagem em relação à invasão de espécies exóticas, que não tiveram seu processo evolutivo nos locais invadidos. Em contrapartida, se as espécies exóticas invasoras demonstrarem as mesmas respostas ou melhores à hidratação descontínua, significa que os mecanismos de tolerância das nativas também estão presentes nos propágulos das invasoras.

A introdução de exóticas invasoras comprovadamente causa impactos irreversíveis sobre o ecossistema nativo, a agricultura e pecuária, gerando graves problemas econômicos, sociais e ambientais (Fabricante 2013). Dentre essas espécies, está a espécie arbórea *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que é nativa da América Central e foi introduzida no Brasil no início da década de 1940 (Alves et al. 2014) em decorrência da sua capacidade adaptativa às áreas degradadas (Lima 1982), do seu potencial madeireiro, forrageiro e como adubo verde (Franco e Souto 1986). De acordo com a União Mundial para a Conservação da Natureza, essa espécie é considerada uma das 100 invasoras mais agressivas do mundo (Lowe et al. 2000). Nos ambientes invadidos é capaz de afetar o ecossistema nativo promovendo a homogeneização da flora, reduzindo o potencial germinativo de nativas por meio de aleloquímicos, diminuindo a qualidade de pastagens, além de ser hospedeira de pragas e doenças (Alves et al. 2014).

No Brasil, *L. leucocephala* ocorre em todos os domínios fitogeográficos (Morim e Lima 2015). Na Caatinga, alguns estudos apontaram a presença da espécie, porém, a distribuição é restrita, em comparação aos demais ecossistemas brasileiros (CRIA 2017). Segundo Souza Filho (2000), as sementes dessa invasora possuem tolerância à ampla faixa de temperatura e de potenciais osmóticos. As sementes já possuem, por exemplo, a dormência tegumentar que, segundo Grus et al. (1984), proporciona a manutenção das características hídricas por um maior tempo no solo, mesmo em condições de alta temperatura.

Por esse motivo, o objetivo deste estudo foi identificar características nas sementes da exótica invasora *L. leucocephala* que favorecem seu potencial invasivo na Caatinga. Para tanto, buscou-se: i) Determinar se *L. leucocephala* possui memória hídrica nas sementes e ii) Avaliar se a hidratação descontínua confere maior tolerância aos estresses abióticos (i.e., estresses hídrico, salino e térmico) em sementes dessa espécie.

Material e Métodos

As sementes utilizadas neste estudo foram coletadas manualmente em diversas matrizes localizadas em áreas de clima semiárido, no ecossistema Caatinga, nos estados de Alagoas, Sergipe e Pernambuco, com temperatura média anual variando de 25 a 30 °C e chuvas irregulares (pluviosidade variando entre 400 a 1000 mm) (Silva et al. 2017). A triagem das sementes e os experimentos foram realizados no Laboratório de Fisiologia de Sementes da Universidade Federal de Sergipe, Campus Itabaiana (SE), e no Laboratório de Análises de Sementes da Embrapa Semiárido (LASESA), Petrolina (PE).

A metodologia utilizada para determinação dos ciclos de HD foi realizada segundo Lima et al. (2018), com a utilização de quatro repetições de 25 sementes. Para a superação da dormência, as sementes foram escarificadas imergindo-as por 30 min em ácido sulfúrico (H₂SO₄), com posterior lavagem por cinco minutos em água corrente (Cavalcante e Perez 1995, Oliveira 2008). Dessa forma, a superação da dormência é uniforme em todas as sementes, bem como a velocidade de absorção de água, não comprometendo os efeitos posteriores da hidratação descontínua.

Inicialmente, para determinar a curva de embebição, foi verificado o peso das sementes secas em cada repetição e, em seguida, foram colocadas para embeber em placas de Petri com água destilada, a 25 °C, e o peso foi novamente aferido a cada 60 minutos, até que uma semente germinasse, indicando fim da segunda fase da embebição. Assim, a curva de embebição foi estimada através da variação da biomassa das sementes. A partir da curva, foram determinados os tempos X (correspondente à ½ do tempo da fase I da embebição), Y (¼ do tempo da fase II) e Z (¾ da fase II da embebição) (Lima et al. 2018).

Para a determinação da curva de desidratação, as sementes foram pesadas e, posteriormente, hidratadas nos tempos X, Y e Z e colocadas para secar em bandejas plásticas, contendo papel absorvente seco, a 25 °C. A cada hora, foi novamente aferido o peso destas,

até que o mesmo retornasse à biomassa inicial. A informação dos tempos X, Y e Z e dos tempos necessários para secagem das sementes determinaram os períodos de hidratação e de desidratação. A partir destes, as sementes foram submetidas a 0, 1, 2 e 3 ciclos de HD, anteriormente às avaliações dos estresses abióticos.

As sementes que passaram pelos ciclos de HD foram submetidas ao estresse hídrico, simulado através da solução comercial de polietileno glicol (PEG 6000) (Villela et al. 1991) e salino, simulado com solução de cloreto de sódio PA (Braccini et al. 1996), na temperatura constante de 25 °C, na BOD. Para ambos os estresses, foram avaliados cinco potenciais osmóticos [0,0 (água destilada), -0,1 MPa; -0,3 MPa; -0,6 MPa e -0,9 MPa]. Esses potenciais osmóticos correspondem à aproximadamente 0,0; 2,78 dS.m⁻¹; 8,33 dS.m⁻¹; 16,67 dS.m⁻¹ e 25 dS.m⁻¹, respectivamente. As sementes foram colocadas para germinar em placas de Petri de 9 cm de diâmetro forradas com dupla camada de papel filtro, tendo avaliação diária de protrusão radicular até a estabilização da germinação de, pelo menos, três dias.

Para avaliar o efeito das temperaturas na germinação após passar pelos ciclos, as sementes foram postas para germinar nas temperaturas constantes de 10 °C, 15 °C, 20 °C, 25 °C, 30 °C, 35 °C, 40 °C. Para todos os experimentos foram utilizadas 100 sementes, distribuídas em quatro repetições de 25 (Meiado et al. 2016).

Para cada tratamento de germinação foram calculados a germinabilidade (G%) e o tempo médio de germinação ($TMG = \sum n_i \cdot t_i / \sum n_i$, onde t_i representa o período desde o início do experimento até o enésimo dia de observação e n_i representa o número de sementes germinadas no tempo i), de acordo com Ranal e Santana (2006). Inicialmente, para todos os procedimentos realizados, foi avaliada a normalidade e a homogeneidade das variâncias de acordo com os testes Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Os resultados foram, então, submetidos à análise de variância fatorial com três fatores (tempos de hidratação, ciclos de HD e potenciais osmóticos) e as médias comparadas *a posteriori* pelo teste de Tukey (Ranal e

Santana 2006). Todas as análises foram realizadas no programa STATISTICA 13, com $\alpha = 5\%$ (Statsoft 2016).

Para realizar a modelagem da germinação das sementes de *L. leucocephala* submetidas aos ciclos de HD e, posteriormente, aos diferentes estresses abióticos foi calculada, inicialmente, a taxa de germinação ($1/t_{50}$). Para isso, em cada potencial osmótico e temperatura avaliada, a porcentagem de germinação foi plotada como uma função de tempo (em dias) e uma curva sigmoidal de Boltzmann foi ajustada no programa Origin® 9, a partir da qual o tempo para atingir de 50% de germinação da população foi estimado. A recíproca desses tempos (taxa de germinação) foi plotada contra o potencial osmótico e a temperatura. Regressões lineares em cada fração foram usadas para estimar a intercepção x e a inclinação de cada linha de regressão. Uma média das intercepções x resultou no potencial osmótico básico, abaixo do qual as sementes não germinam (Gummerson 1986). Para temperatura, foram geradas a temperatura base e a temperatura teto, que limitam a germinação, bem como, a temperatura ótima, em que a germinação apresenta os melhores resultados. Esses últimos parâmetros permitiram descrever a relação entre o tempo de germinação e o potencial de água e de sais do meio e de temperatura (Cardoso 2013).

Resultados

Curvas de embebição e de desidratação

A curva de embebição de *L. leucocephala* durou 18h, constituindo 12h para a fase I da embebição e 6h para a fase II. Assim, o tempo X foi estabelecido às 6h, o tempo Y às 13h e 30 min e o tempo Z às 16h e 30min após o início da embebição. A curva de desidratação durou em média 5h e 15min para o tempo X, 8h e 30 min, para Y e 10h e 45 min, para o tempo Z (Figura 1).

Estresse hídrico

Nas amostras sem estresse (0,0 MPa), os tempos e os ciclos de hidratação descontínua não influenciaram a germinação ($p = 0,37$), sendo a média de $88,5 \pm 5,11\%$. Para todos os tempos, os ciclos também não diferem do controle, no estresse de -0,1 MPa. Porém, para os tempos X e Z, a passagem das sementes pelos ciclos de HD teve influência negativa em -0,3 MPa. Em todos os tratamentos, a germinação é drasticamente reduzida a partir de -0,6 MPa ($1,33 \pm 2,16\%$; $p = 0,59$), sendo nula na maioria dos tratamentos submetidos ao potencial osmótico de -0,9 MPa ($0,35 \pm 0,18\%$; $p = 0,76$) (Figura 2).

Em relação à modelagem, além de ser observada a não influência dos ciclos, estimou-se que a tolerância máxima de estresse hídrico para a espécie é de -1,65 MPa, sem a passagem pelos ciclos de HD, mas com média de -0,75 MPa $\pm 0,01$ no tempo X, -1,02 $\pm 0,02$ MPa no tempo Y e -1,55 $\pm 0,37$ MPa no tempo Z.

O tempo médio de germinação das sementes aumentou juntamente com o aumento do estresse hídrico, para todos os tempos e ciclos, sendo a interação entre estes fatores significativa ($p = 0,046$). Porém, os ciclos não possuem relação positiva com a diminuição do TMG das sementes de leucena ($p = 0,39$) (Tabela 1).

Estresse salino

Os tempos de submissão à hidratação descontínua não influenciaram a germinação sob estresse salino ($p = 0,23$), bem como a interação entre tempo, ciclo e estresse ($p = 0,70$). Não há diferença entre a interação tempo e ciclo para 0,0 MPa ($83,2 \pm 7,21\%$; $p = 0,43$), -0,1 MPa ($81,1 \pm 8,96\%$; $p = 0,53$) e -0,3 MPa ($82,6 \pm 8\%$; $p = 0,35$). Os ciclos de HD influenciaram de forma positiva o menor potencial osmótico testado, apenas para os tempos Y ($p = 0,003$) e Z ($p = 0,02$), com germinação de até 86% no estresse de -0,9 MPa, após 3 ciclos, no tempo Y (Figura 3).

O fato da *L. leucocephala* apresentar alta tolerância com rápida velocidade de germinação fez com que a modelagem indicasse pontos extremos de déficit salino para a sua ocorrência (Figura 3). Todos os tratamentos ultrapassam o maior potencial avaliado (-0,9 MPa), chegando a valores superiores à -1,2 MPa, como -1,6 MPa para sementes que não passaram por nenhum ciclo de HD, ou até -2,71 MPa, após 3 ciclos, no tempo Z.

Como no estresse hídrico, o tempo médio de germinação das sementes sob estresse salino possui relação positiva com a diminuição dos potenciais osmóticos, para todas as interações ($p < 0,01$). Apenas os tratamentos sem estresse ($1,27 \pm 0,23$; $p = 0,29$) e com -0,1 MPa ($1,48 \pm 0,48$; $p = 0,35$) não apresentaram diferença entre a interação tempo e ciclo. De forma geral, os ciclos reduziram o TMG das sementes de *L. leucocephala* ($p < 0,01$), em todos os tempos. Porém, esse fato só é comprovado a partir de -0,3 MPa (Tabela 2).

Estresse térmico

A maior germinabilidade foi observada aos 25 °C ($88,75 \pm 5,34\%$), porém, não há diferença entre as interações tempo, ciclo e temperatura de 15 à 35 °C ($79,5 \pm 9,93\%$; $p = 0,06$). Com isso, a influência positiva da passagem pelos ciclos apenas foi observada na maior temperatura testada ($p < 0,01$), chegando a 83% no tempo Z, após 3 ciclos de HD (Figura 4).

Em decorrência da alta germinabilidade nas maiores temperaturas avaliadas, a modelagem não pode determinar temperaturas limites máximas adequadas para a espécie, resultando em valores superestimados. O fato de que alguns tratamentos a germinação à 40° C foram maiores e mais rápidos que os demais também determinou esse resultado. Porém, a modelagem reafirma que os ciclos de HD aumentaram a tolerância da espécie.

O tempo médio de germinação não foi influenciado de forma padronizada pelos tratamentos avaliados. Apenas aos 40 °C ($p < 0,01$) a redução do TMG teve relação com a

passagem das sementes pelos ciclos de HD. Ainda, a interação entre os fatores tempos, ciclos e temperaturas não apresentaram diferença significativa ($p = 0,94$) (Tabela 3).

Discussão

Os resultados do presente estudo mostraram que a hidratação descontínua imposta às sementes da exótica invasora devido às condições ambientais também alteraram os padrões de respostas germinativas aos estresses abióticos, como já foi observado em outras espécies nativas da Caatinga (Meiado 2013, Lima e Meiado 2017, Lima et al. 2018). A curva de embebição das sementes de *L. leucocephala* apresentou o padrão trifásico descrito por Bewley e Black (1994), em que a primeira fase se caracterizou pela entrada de água na semente aumentando de forma rápida a sua biomassa. Em seguida, ocorreu a fase II, com estabilização do peso e posterior protrusão radicular. As sementes de *L. leucocephala* possuem germinação rápida, anterior às 24h, como relatado também em outros estudos (Cavalcante e Perez 1995, Fonseca e Jacobi 2011). Barbora (2003), em revisão, relata oito espécies lenhosas da Caatinga que também apresentam esse padrão, atingindo de 80 a 100% de germinação no intervalo de dois a cinco dias. De acordo com Meiado et al. (2012), essa característica ocorre com espécies de ambientes áridos ou semiáridos e pode favorecer o aproveitamento das condições ambientais favoráveis no curto período de tempo. Como visto, a exótica invasora também se utiliza dessa estratégia.

As sementes de *L. leucocephala* não toleram déficit hídrico no solo, mesmo passando pelos ciclos de HD. Souza Filho (2000), também avaliando o desempenho da espécie sob estresse hídrico encontrou germinação próximo de 20% no potencial de -0,9 MPa. Para a variedade cultivada Cunnhingan, a tolerância das sementes foi maior, chegando a 36% de germinação em -0,9 MPa e 2,3% em -1,5 MPa (Cavalcante e Perez 1995).

Segundo Richards (1954), o valor de -1,52 MPa, bem acima do último estresse avaliado neste trabalho, é considerado padrão para determinar o ponto de murcha permanente (PMP) de um solo. Porém, o PMP é variável e depende das propriedades físicas e químicas do solo. Na Caatinga, na época de seca, o decréscimo da umidade alcança níveis abaixo do PMP e perdura por meses, até o retorno da estação chuvosa (Menezes et al. 2013, Costa et al. 2016). Por isso, *L. leucocephala* não consegue se estabelecer nos ambientes áridos e semiáridos da mesma forma que nos ambientes úmidos, onde ela é mais comumente encontrada (CRIA 2017). Nesse caso, na Caatinga, *L. leucocephala* só ocorrerá em locais com algum tipo de fornecimento hídrico. Fato que corrobora onde ela é observada atualmente nesse ecossistema, em ambientes ciliares, pastagens, áreas agrícolas e ambientes ruderais (Alves et al. 2014).

Apesar disso, de acordo com Maia et al. (2015), as sementes de *L. leucocephala* possuem estratégias morfofisiológicas para aumentarem a sua tolerância à dessecação. Primeiro, há degradação de organelas relacionadas a um metabolismo ativo, minimizando os danos oxidativos. Em segundo lugar, há estratégias de proteção mecânica, como deslocamento da membrana celular e vacuolização intensa, que evitam o colapso da célula (Maia et al. 2015). Além disso, outras características da *L. leucocephala* favorecem o seu estabelecimento em ambientes com déficit hídrico, como o fato de formar associações com fungos micorrízicos (Huang et al. 1985), que favorece a estruturação do solo e a retenção de umidade (Augè 2001).

De acordo com a classificação do “U.S. Salinity Laboratory”, um dos critérios para determinar solos salinos é o CE acima de 4 dS.m⁻¹ (Oliveira et al. 2010). As sementes de *L. leucocephala* apresentaram alta tolerância à salinidade, germinando em potenciais de -0,9 MPa, que corresponde a aproximadamente 25 dS.m⁻¹. Segundo a classificação de Le Houérou (1993), *L. leucocephala* pode ser descrita como uma espécie euhalófito, pois pode tolerar

concentrações de sal equivalentes a valores entre 10 e 50 dS.m⁻¹. Relacionada à aridez, pode ainda ser descrita como higrohalófito, pois tolera salinidade, mas não seca o solo.

Os altos valores encontrados na modelagem, que nos tempos Y (2 ciclos) e Z (3 ciclos) mudaram o sentido da direção das retas, reafirmaram a elevada tolerância da espécie à salinidade. Esse fato ocorreu porque, em algum momento, a germinabilidade foi maior e/ou mais rápida nos menores potenciais osmóticos do que nos demais, indicando um favorecimento da espécie na presença de sais.

Dantas et al. (2014) afirmaram que as sementes da Caatinga também são altamente tolerantes à salinidade, com limite de germinação de 12 dS.m⁻¹. Nos ambientes áridos, a alta evaporação da água das camadas superficiais do solo unida a baixa precipitação pode proporcionar o excesso de íons no solo. Estima-se que grande parte desses ambientes é afetada pela salinidade (Alves et al. 2009). Além disso, segundo Hirata et al. (2006), reservas de água subterrânea salobra também são comuns na região semiárida brasileira.

Como visto, tanto para a espécie invasora quanto para as espécies nativas, os ciclos de HD aumentam essa tolerância durante o processo germinativo e reduzem o tempo médio de germinação. Procedimentos pré-germinativos que regulam a entrada e saída de água das sementes são, normalmente, realizados com o objetivo de melhorar a germinação e aumentar a tolerância aos estresses abióticos. O osmocondicionamento, que consiste no controle de absorção de água pelas sementes por meio de solução osmótica, também demonstra aumento da tolerância à salinidade e redução do TMG (Souza et al. 2011, Perez e Jardim 2005). Para a invasora *L. leucocephala*, essa característica não é desejável, porém, os ciclos de HD ocorrem involuntariamente na região semiárida do Brasil e nesse caso, favorece seu processo invasivo.

Corroborando com os resultados apresentados, outros estudos demonstraram que *L. leucocephala* possui ampla tolerância às mudanças de temperatura em que há alta percentagem de germinação, normalmente entre 20 e 35 °C (Cavalcante e Perez 1995,

Oliveira e Medeiros Filho 2007, Oliveira 2008). A germinação, mesmo reduzida, ainda ocorre em temperaturas mais extremas, como 10 e 45 °C (Cavalcante e Perez 1995). Apesar da superestimação da temperatura teto de germinação apresentada neste estudo, Cavalcante e Perez (1995) comprovaram que as sementes de *L. leucocephala* não possuem mais germinabilidade quando colocadas à 50° C.

Essa superestimação de temperatura para ocorrência de *L. leucocephala*, que até mesmo demonstrou que não haveria limite de temperatura teto (no caso do tempo X, 3 ciclos), também infere sobre a plasticidade da espécie. Este resultado foi encontrado em decorrência da alta germinabilidade com rápida velocidade de germinação, nas temperaturas acima da considerada ideal. Assim, o cálculo matemático realizado no teste extrapolou os valores máximos de temperatura em que a espécie ainda conseguiria germinar.

Em decorrência da diversidade de solos que existem, com diferentes propriedades físicas e químicas que determinam os potenciais hídricos, a temperatura é bastante utilizada como variável para realizar modelos de predisposição de ocorrência das espécies. Como comprovado em um estudo de modelagem de nicho de *L. leucocephala*, que indicaram a temperatura média anual como uma das mais influentes para realização da análise (Chiou et al. 2013). Assim, a elevada amplitude térmica de *L. leucocephala* permite entender o desenvolvimento da espécie em diversos locais do mundo, com mais de 10.000 registros (GBIF 2018).

Projeções climáticas indicam que o aumento da temperatura do ar é iminente, podendo haver aumento de 1 °C ainda no século XXI. Em projeções futuras, no Brasil, as regiões da Amazônia e do Nordeste parecem ser as mais afetadas, podendo haver desertificação da região de Caatinga (Torres et al. 2017). Assim, considerando essas informações e os resultados do estudo, acredita-se que os propágulos de *L. leucocephala*

podem continuar ocorrendo nesses ambientes, mesmo considerando as mudanças climáticas futuras.

Conclui-se que as sementes de *L. leucocephala* não possuem memória hídrica, com baixa tolerância ao estresse hídrico. Porém, mantém a alta germinabilidade em condições salinas e em ampla faixa de temperatura. Os ciclos de HD, que ocorrem naturalmente nas sementes presentes em ambientes semiáridos como a Caatinga, não influenciaram a germinação da espécie nos menores estresses avaliados, mas melhora o desempenho germinativo em condições mais extremas. Segundo Pišek et al. (2004), a capacidade de germinação em uma ampla diversidade de condições aumenta as chances de estabelecimento e invasão de uma espécie. Além dessa característica, *L. leucocephala* ainda possui outros atributos que favorecem o processo invasivo, como rápido crescimento (Franco e Souto 1986), a capacidade de associação com bactérias fixadoras de nitrogênio (Moawad e Bohlool 1984), curto período pré-produtivo (Costa e Durigan 2010), florescimento contínuo com alta produção de sementes e de regenerantes (Alves et al. 2014). Portanto, o presente estudo ressalta a necessidade de controlar e erradicar a formação de bancos de sementes de *L. leucocephala* na Caatinga.

Referências

- Alves JJA, Araújo MA, Nascimento SS (2009) Degradação da caatinga: uma investigação ecogeográfica. *Revista Caatinga* 22(3): 126-135.
- Alves JS, Reis LBO, Silva EKC, Fabricante JR, Siqueira Filho JA (2014) *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. J.R. Em: Fabricante JR (ed), Plantas exóticas e exóticas invasoras da Caatinga, 4. Bookes, Florianópolis, pp 13.
- Ashraf M, Harris PJC (2004) Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science* 166(1):3-16.
- Augé RM (2001) Water relations, drought and VA mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42.
- Barbosa DCA (2003) Estratégias de germinação e crescimento de espécies lenhosas da Caatinga com germinação rápida. Em: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (ed.) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Ed. da UFPE, Recife, pp 625-656.
- Baskin CC, Baskin JM (2014) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- Braccini AL, Ruiz HA, Braccini, MCL, Reis MS (1996) Germinação e vigor de sementes de soja sob estresse hídrico induzido por soluções de cloreto de sódio, manitol e polietileno glicol. *Revista Brasileira de Sementes* 18: 10-16.
- Bewley JD, Black M (1994) *Seed: physiology of development and germination*. New York: Plenum, pp. 445.
- Cardoso VJM (2013) Os modelos hydrotime e hydrothermal time na análise da germinação em função da temperatura e potencial de água. *Oecologia Australis* 17(3): 347-357.
- Cavalcante AMB, Perez SCGA (1995) Efeitos da temperatura sobre a germinação de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. *Revista brasileira de sementes* 17(1): 1-8.

- Chen K, Arora R (2013) Priming memory invokes seed stress-tolerance. *Environmental and Experimental Botany* 94(1): 33-45.
- Chiou C-R, Wang H-H, Chen Y-J, Grant WE, Lu M-L (2013) Modeling potential range expansion of the invasive shrub *Leucaena leucocephala* in the Hengchun peninsula, Taiwan. *Invasive Plant Science and Management* 6: 492-501.
- Costa JNMN, Durigan G (2010) "*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae): invasive or ruderal?". *Revista Árvore* 34(5): 825-833.
- Costa CAG, Araújo JC, Lopes JWB, Pinheiro EAR (2016) Permanence of water effectiveness in the root zone of the Caatinga biome. *Revista Caatinga* 29(3): 692-699.
- CRIA (2017) SpeciesLink "*Leucaena leucocephala*". <http://splink.cria.org.br/>. Acessado em 20 de dezembro de 2017.
- Dantas BF, Ribeiro RC, Matias JR, Araújo GGL (2014) Germinative metabolism of Caatinga forest species in biosaline agriculture. *Journal of Seed Science* 36: 194-203.
- Dubrovsky JG (1996) Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany* 83:624-632.
- Dubrovsky JG (1998) Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125: 33-39.
- Fonseca NG, Jacobi CM (2011) Desempenho germinativo da invasora *Leucaena leucocephala* (Lam) de Wit. e comparação com *Caesalpinia ferrea* Mart. ex. Tul. e *Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw. (Fabaceae). *Acta Botanica Brasílica* 25(1): 191-197.
- Franco AA, Souto SM (1986) *Leucaena leucocephala* - uma leguminosa com múltiplas utilidades para os trópicos. Seropédica, EMBRAPA - UAPNPBS. Comunicado técnico: n. 2.
- GBIF (2018) "*Leucaena leucocephala*" <https://www.gbif.org/>. Acessado em 04 de janeiro de 2018.

- Grus VM, Demattê MESP, Graziano TT (1984) Germinação de sementes de pau-ferro e cassia-javanesa submetidas a tratamentos para quebra de dormência. *Revista Brasileira de Sementes* 6(2): 29-35.
- Gummerson RJ (1986) The Effect of Constant Temperature and Osmotic Potentials on the Germination of Sugar Beet. *Journal of Experimental Botany* 37(179): 729-741.
- Fabricante JR (2013) Plantas exóticas e exóticas invasoras da Caatinga. Bookess, Florianópolis.
- Hirata R, Zobbi J, Fernandes A, Bertolo R (2006) Hidrogeología del Brasil: una breve crónica de las potencialidades, problemática y perspectivas. *Boletín Geológico y Minero* 117(1): 25-36.
- Huang RS, Smith WK, Yost RS (1985) Influence of vesicular arbuscular mycorrhiza on growth, water relations, and leaf orientation in *Leucaena leucocephala* (LAM.) De wit. *New Phytol* 99: 229-243.
- Le Houérou HN (1993) Salt-tolerant plants for the arid regions of the Mediterranean isoclimatic zone. Em: Lieth H, Masoon A Al (eds) Towards the rational use of high salinity tolerant plants. Dordrecht, the Netherlands, Kluwer, pp 403-422.
- Lima PCF (1982) Comportamento de *Leucaena leucocephala* (Lam) DE WIT comparado com *Prosopis juliflora* (SW) DC e *Eucalyptus alba* Reinw Ex Blume em Petrolina (PE), região semi-árida do Brasil. Dissertação de mestrado pela UFPR, Curitiba, PR.
- Lima AT, Meiado MV (2017) Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. *Seed Science Research* 27: 1-11.
- Lima AT, Meiado MV, Dantas BF (2018) Does discontinuous hydration of *Senna spectabilis* (DC.)H.S. Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) H. S. Irwin & Barneby (Fabaceae) seeds confer greater tolerance to water stress during seed germination? *Journal of Seed Science* 40.

- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database. The Invasive Species Specialist Group/Species Survival Commission/World Conservation Union IUCN. ISSG.
- Maia J, Guimarães EAAS, Faria JMR (2015) What can cell cycle and ultrastructure tell us about desiccation tolerance in *Leucaena leucocephala* germinating seeds? *Biologia Plantarum* 60(2): 320-328.
- Meiado MV, Albuquerque LSC, Rocha EA, Rojas-Aréchiga M, Leal IR. 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant Species Biology*, 25:120-128.
- Meiado MV et al. (2012) Diásporos da Caatinga: uma revisão. Em: Siqueira Filho JA (Org.). *Flora das Caatingas do Rio São Francisco – Historia Natural e Conservação*. Andrea Jakobsson Estudio Editorial, Rio do Janeiro, pp 306-365.
- Meiado MV (2013) Evidências de memória hídrica em sementes da Caatinga. Em: Stelmann JR, Isaias RMS, Modolo LV, Vale FHAE, Salino A. (orgs.). *Anais do 64º Congresso Nacional de Botânica: botânica sempre viva*. Belo Horizonte: Sociedade Botânica do Brasil. pp 89-94.
- Meiado MV, Rojas-Aréchiga M, Siqueira-Filho JA, Leal IR (2016) Effects of light and temperature on seed germination of cacti of Brazilian ecosystems. *Plant Species Biology* 31: 87-97.
- Menezes JAL, Santos TEM, Montenegro AAA, Silva JRL (2013) Comportamento temporal da umidade do solo sob Caatinga e solo descoberto na Bacia Experimental do Jatobá, Pernambuco. *Water Resources and Irrigation Management* 2(1): 45-51.
- Moawad H, Bohlool BB (1984) Competition among *Rhizobium* spp. for nodulation of *Leucaena leucocephala* in two tropical soils. *Appl. Environ. Microbiol.* 48 (1): 5-9.

Morim MP, Lima HC (2015) *Leucaena* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB23050>. Acessado em 20 de dezembro de 2017.

Nascimento JPB (2016) Hidratação descontínua de sementes como nova alternativa para a produção de mudas destinadas à recuperação de ambientes degradados na Caatinga. Dissertação de Mestrado pela Universidade Federal de Sergipe, UFS, Aracaju, SE.

Oliveira AB (2008) Germinação de sementes de leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit.), var. K-72. Revista de Biologia e Ciências da Terra 8(2): 166-172.

Oliveira AB, Medeiros Filho S (2007) Influência de tratamentos pré-germinativos, temperatura e luminosidade na germinação de sementes de leucena, cv. Cunningham. Revista Brasileira de Ciências Agrárias 2(4): 268-274.

Oliveira AB, Gomes-Filho E, Enéas-Filho J (2010) O problema da salinidade na agricultura e as adaptações das plantas ao estresse salino. Enciclopédia Biosfera 6(11): 1-16.

Perez SCJGA, Jardim MM (2005) Viabilidade e vigor de sementes de paineira após armazenamento, condicionamento e estresses salino e térmico. Pesquisa Agropecuária Brasileira 40(6): 587-593.

Pišek P, Richardson DM, Rejmánek M, Webster G, Williamson M, Kirschner J (2004) Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. Taxon 53: 131-143.

Ranal MA, Santana DG (2006) How and Why to Measure the Germination Process? Revista Brasileira de Botânica 29: 1-11.

Richards LA (1954) Diagnosis and improvement of saline alkali soil. Salinity Lab, New York.

Rito KF, Rocha EA, Leal IR, Meiado MV (2009) As sementes de mandacaru tem memória hídrica? Boletín de La Sociedad Latino americana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas 6: 26-31.

- Villela FA, Doni Filho L, Sequeira EL (1991) Tabela de potencial osmótico em função da concentração de Polietileno Glicol 6.000 e da temperatura. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 26: 1957-1968.
- Silva JMC, Barbosa LCF, Leal IR, Tabarelli M (2017) The Caatinga: Understanding the Challenges. Em: *Caatinga, The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M. (eds). Springer p 6.
- Silveira JAG, Silva SLF, Silva EM, Viégas RA (2010) Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. In: Gheyi HR, Dias NS, Lacerda CF (Edits). *Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados*. 1. ed. Fortaleza: INCTSal. pp. 161-18.
- Souza Filho APS (2000) Influência da temperatura, luz e estresses osmótico e salino na germinação de sementes de *Leucaena leucocephala*. *Pasturas Tropicales* 22(2): 47-53.
- Souza MO, Souza CLM, Pelacani CR (2011) Germinação de sementes osmocondicionadas e não osmocondicionadas e crescimento inicial de *Physalis angulata* L. (Solanaceae) em ambientes salinos. *Acta Botanica Brasilica* 25(1): 105-112.
- StatSoft (2016) STATISTICA 13. StatSoft South America. <http://www.statsoft.com.br>. Acessado em 20 de novembro de 2017.
- Thomas UC, Varughese K, Thomas A, Sadanandan S (2000) Seed Priming – For increased vigour, viability and productivity of upland rice. *LEISA India* 2(4): 14.
- Torres RR, Lapola DM, Gamarra NLR (2017) Future Climate Change in the Caatinga. Em: *Caatinga, The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M. (eds). Springer p 383.

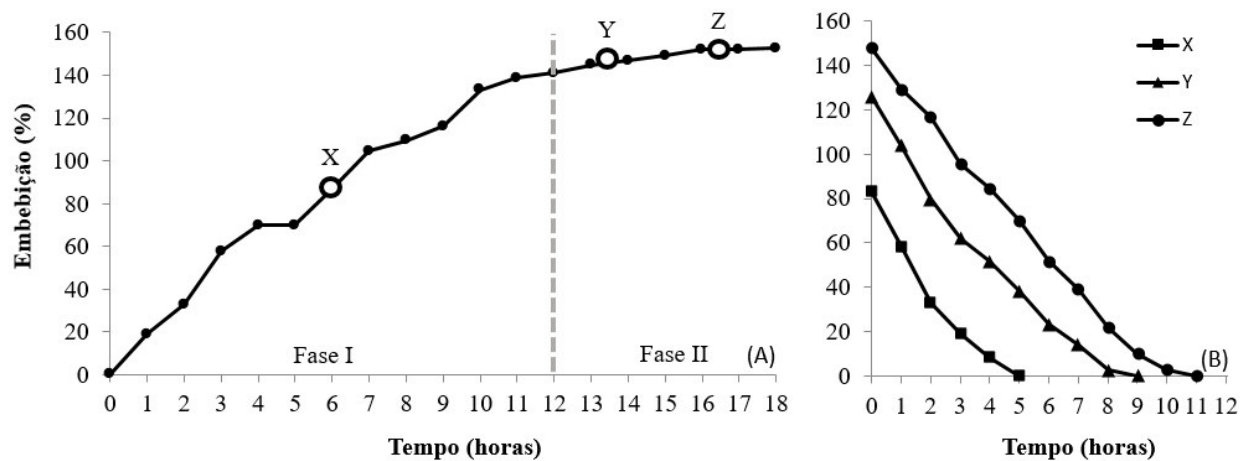


Figura 1. (A) Curva de embebição de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) e (B) Curvas de desidratação após embebição das sementes nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min).

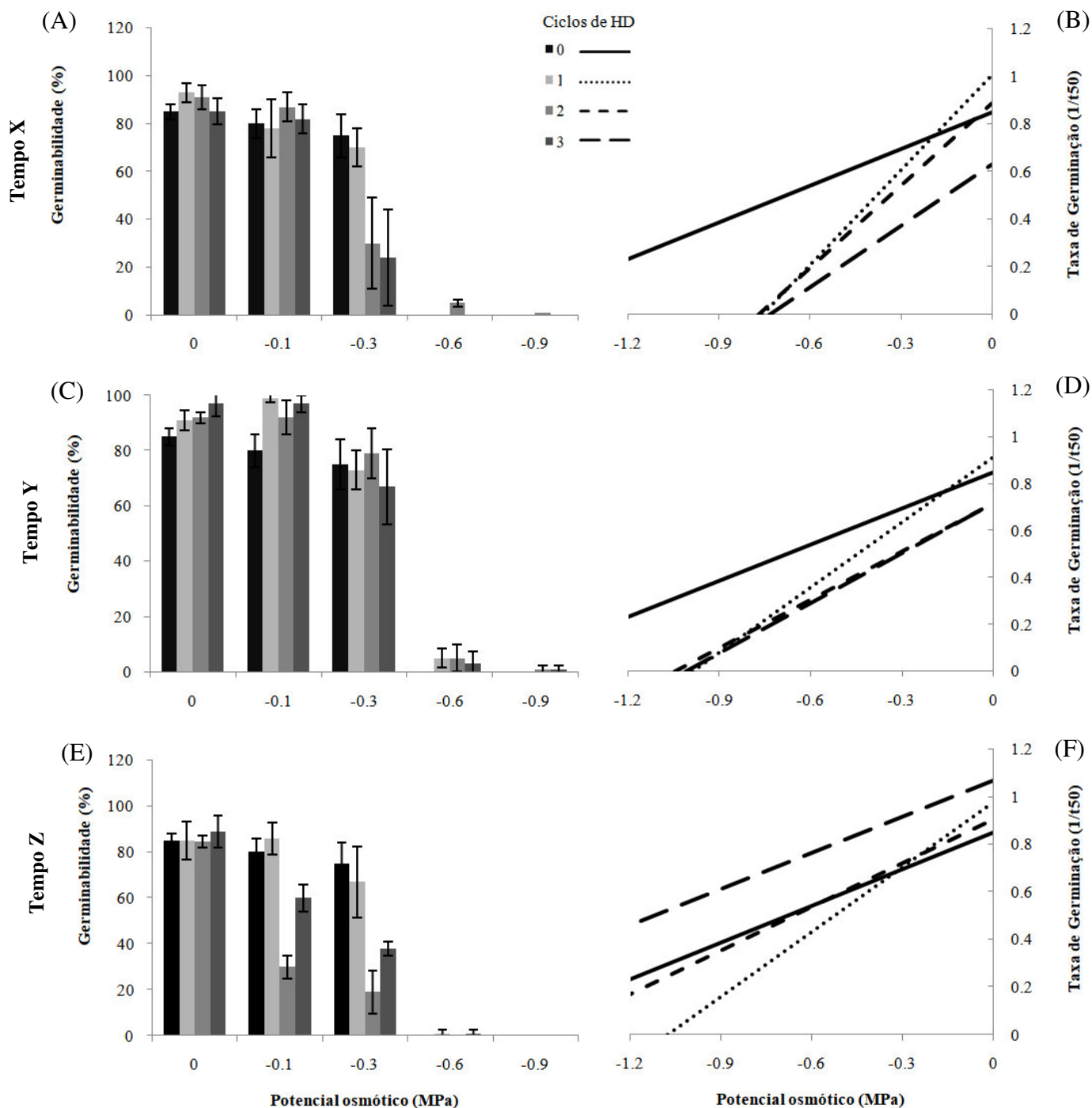


Figura 2. Germinabilidade (%) e taxa de germinação (1 / t50) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação em diferentes tempos de hidratação (A e B - Tempo X: 6 h, C e D - Tempo Y: 13h e 30 min horas, E e F - Tempo Z: 16 h e 30 min), submetidos a estresse hídrico.

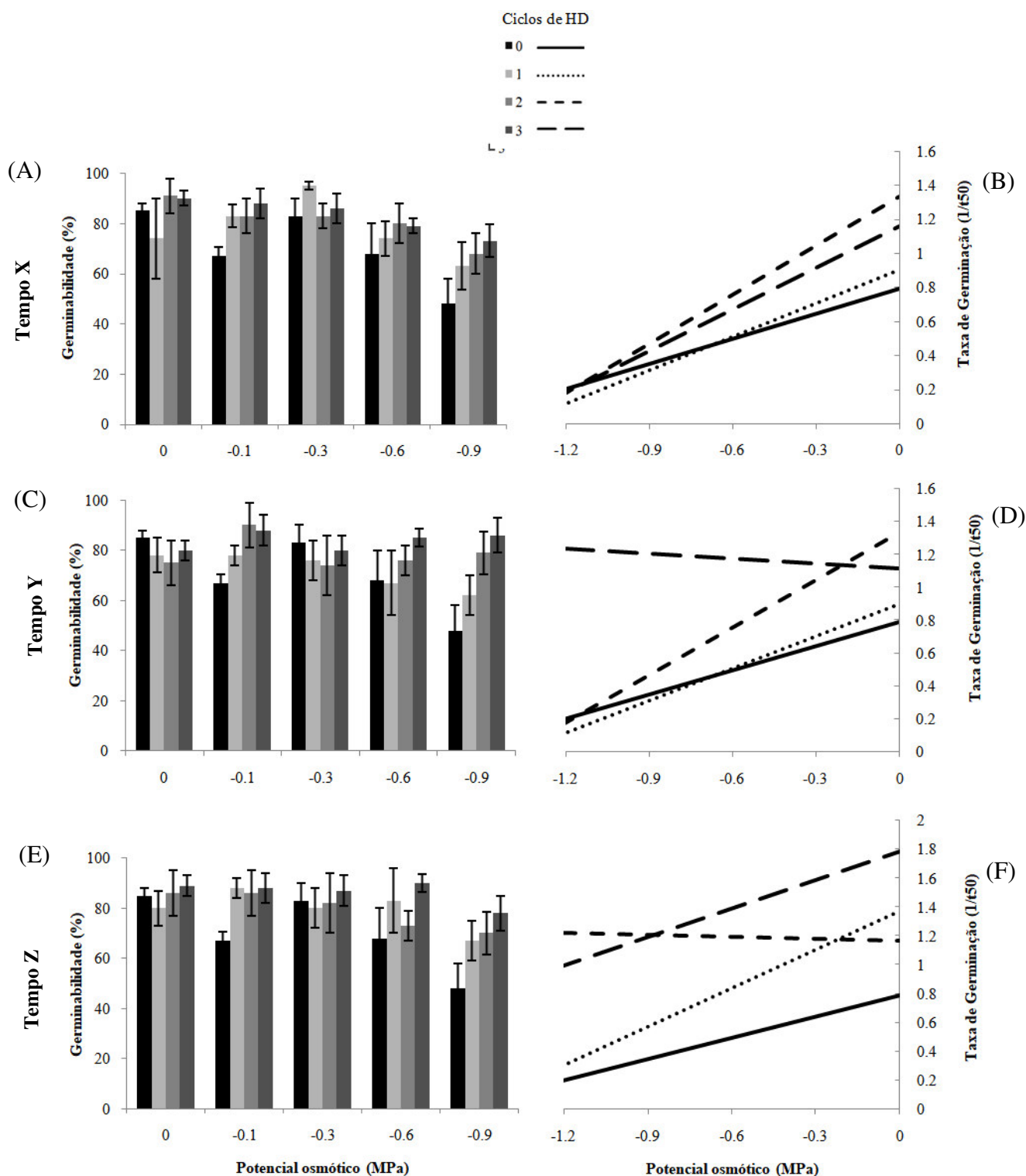


Figura 3. Germinabilidade (%) e taxa de germinação (1 / t50) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação em diferentes tempos de hidratação (A e B - Tempo X: 6 h, C e D - Tempo Y: 13h e 30 min horas, E e F - Tempo Z: 16 h e 30 min), submetidos a estresse salino.

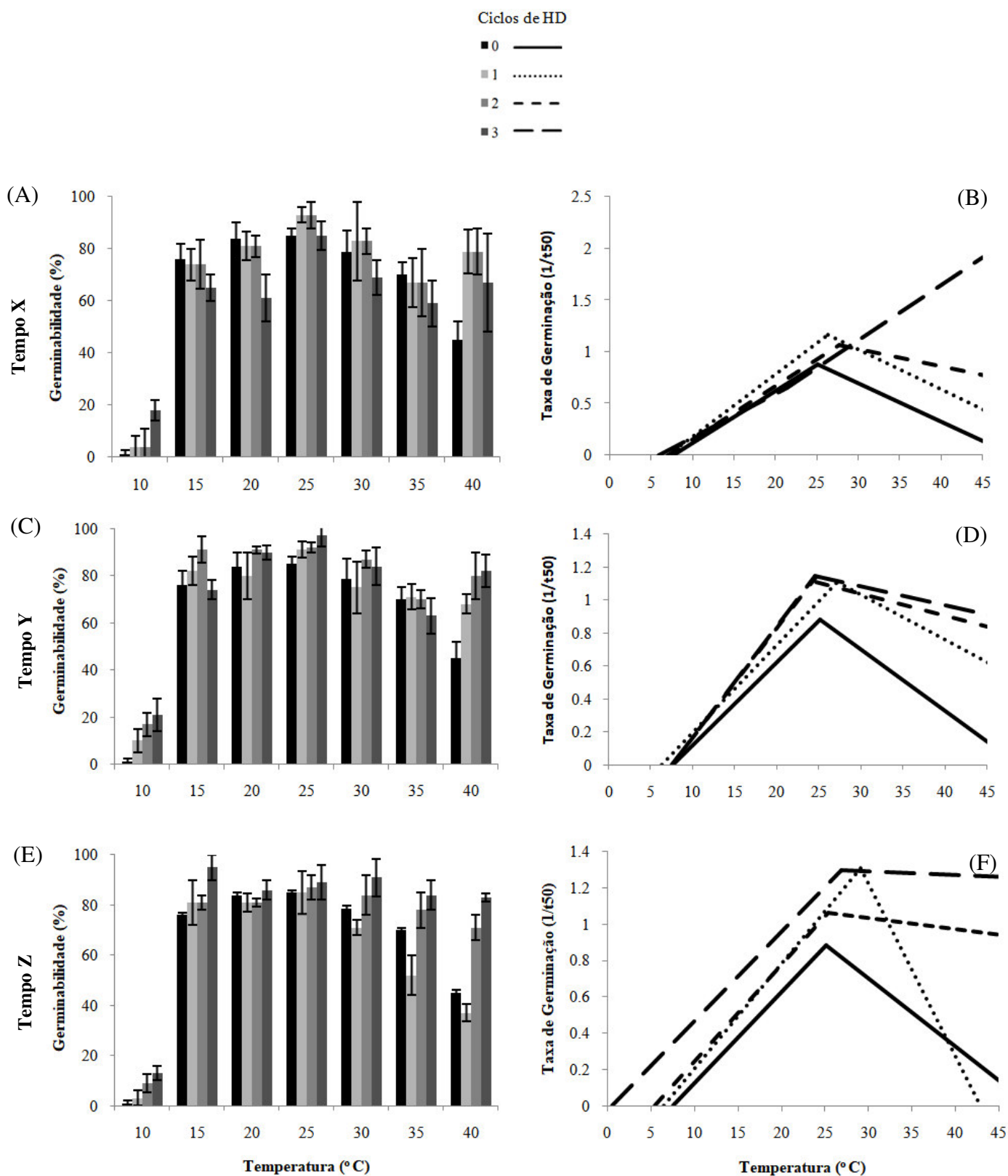


Figura 4. Germinabilidade (%) e taxa de germinação (1 / t50) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos hidratação e desidratação em diferentes tempos de hidratação (A e B - Tempo X: 6 h, C e D - Tempo Y: 13h e 30 min horas, E e F - Tempo Z: 16 h e 30 min), submetidos a estresse térmico.

Tabela 1. Tempo médio de germinação (dias) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min) e submetidas a estresse hídrico nos potenciais de 0,0 (água destilada), -0,1; -0,3; -0,6; -0,9 MPa. Dados expressos como média \pm desvio padrão.

Tempo X	0.0 MPa	-0.1 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa
0Ciclo	1.64 \pm 0.09 Aab*	2.04 \pm 0.07 Aab	3.00 \pm 0.29 Aa	- Ab	-Ab
1Ciclo	1.17 \pm 0.02 Aab	1.99 \pm 0.21 Aab	2.66 \pm 0.15 Aa	- Ab	- Ab
2Ciclos	1.34 \pm 0.04 Aab	1.96 \pm 0.23 Aab	2.36 \pm 0.24 Aa	0.75 \pm 1.12 Aab	- Ab
3 Ciclos	1.78 \pm 0.08 Abc	2.55 \pm 0.06 Aab	4.14 \pm 1.07 Aa	- Ac	- Ac
Tempo Y	0.0 MPa	-0.1 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa
0Ciclo	1.64 \pm 0.09 Aab	2.04 \pm 0.07 Aab	3.00 \pm 0.29 Aa	- Bb	- Ab
1Ciclo	1.39 \pm 0.08 Abc	1.93 \pm 0.09 Aabc	2.84 \pm 0.23 Ab	3.75 \pm 1.87 Aa	- Ac
2Ciclos	1.12 \pm 0.02 Aab	1.85 \pm 0.29 Aab	2.75 \pm 0.20 Aa	1.75 \pm 1.75 ABab	0.25 \pm 0.37 Ab
3 Ciclos	1.18 \pm 0.12 Aa	1.36 \pm 0.03 Aa	2.54 \pm 0.11 Aa	0.92 \pm 1.37 Ba	1 \pm 1.5 Aa
Tempo Z	0.0 MPa	-0.1 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa
0Ciclo	1.64 \pm 0.09 Aab	2.04 \pm 0.07 Aab	3.00 \pm 0.29 Aa	- Ab	- Ab
1Ciclo	1.31 \pm 0.06 Aab	1.83 \pm 0.12 Aab	2.75 \pm 0.23 Aa	1 \pm 1.5 Aab	- Ab
2Ciclos	1.03 \pm 0.03 Aab	2.04 \pm 0.37 Aab	2.62 \pm 1.31 Aa	- Ab	- Ab
3 Ciclos	1.03 \pm 0.03 Abc	2.27 \pm 0.30 Aab	3.38 \pm 0.23 Aa	- Ac	- Ac

*Médias seguidas pelas letras maiúsculas não diferem entre si nos ciclos ($p < 0,05$), em cada potencial osmótico, em cada tempo. Médias seguidas pelas letras minúsculas não diferem entre si nos potenciais osmóticos ($p < 0,05$), em cada ciclo, em cada tempo.

Tabela 2. Tempo médio de germinação (dias) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min) e submetidas a estresse salino nos potenciais de 0,0 (água destilada), -0,1; -0,3; -0,6; -0,9 MPa. Dados expressos como média \pm desvio padrão.

Tempo X	0.0 MPa	-0.1 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa
0Ciclo	1.64 \pm 0.09 Ac*	2.43 \pm 0.27 Ab	2.23 \pm 0.09 Ab	2.45 \pm 0.17 Ab	3.58 \pm 0.13 Aa
1Ciclo	1.36 \pm 0.24 Ac	1.18 \pm 0.06 Bc	1.43 \pm 0.10 Bc	2.07 \pm 0.06 Ab	3.10 \pm 0.06 Aba
2Ciclos	1.13 \pm 0.33 Ac	1.23 \pm 0.14 Bc	1.27 \pm 0.13 Bc	1.91 \pm 0.09 Ab	3.03 \pm 0.27 Aba
3 Ciclos	1.16 \pm 0.02 Ac	1.35 \pm 0.10 Bc	1.69 \pm 0.08 ABbc	2.20 \pm 0.20 Ab	2.90 \pm 0.19 Ba
Tempo Y	0.0 MPa	-0.1 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa
0Ciclo	1.64 \pm 0.09 Ac	2.43 \pm 0.27 Ab	2.23 \pm 0.09 Ab	2.45 \pm 0.17 Ab	3.58 \pm 0.13 Aa
1Ciclo	1.30 \pm 0.17 ABc	1.30 \pm 0.12 Bc	1.36 \pm 0.27 Bc	2.15 \pm 0.30 ABb	2.82 \pm 0.13 Ba
2Ciclos	1.22 \pm 0.05 ABb	1.16 \pm 0.17 Bb	1.48 \pm 0.09 Bb	1.7 \pm 0.12 BCb	2.43 \pm 0.14 Ba
3 Ciclos	1.04 \pm 0.05 Bb	1.01 \pm 0.07 Bb	1.07 \pm 0.04 Bab	1.24 \pm 0.07 Cab	1.64 \pm 0.14 Ca
Tempo Z	0.0 MPa	-0.1 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa
0Ciclo	1.64 \pm 0.09 Ac	2.43 \pm 0.27 Ab	2.23 \pm 0.09 Ab	2.45 \pm 0.17 Ab	3.58 \pm 0.13 Aa
1Ciclo	1.05 \pm 0.03 ABc	1.09 \pm 0.06 Bc	1.14 \pm 0.04 Bc	1.76 \pm 0.05 Bb	2.59 \pm 0.23 Ba
2Ciclos	1.04 \pm 0.04 Ba	1.10 \pm 0.07 Ba	1.12 \pm 0.07 Ba	1.24 \pm 0.05 BCa	1.33 \pm 0.22 Ca
3 Ciclos	1.03 \pm 0.03 Ba	1.00 \pm 0 Ba	1.00 \pm 0 Ba	1.17 \pm 0.06 Ca	1.05 \pm 0.02 Ca

*Médias seguidas pelas letras maiúsculas não diferem entre si nos ciclos ($p < 0,05$), em cada potencial osmótico, em cada tempo. Médias seguidas pelas letras minúsculas não diferem entre si nos potenciais osmóticos ($p < 0,05$), em cada ciclo, em cada tempo.

Tabela 3. Tempo médio de germinação (dias) de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) que passaram por 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação nos tempos X (6h), Y (13h e 30 min) e Z (16h e 30 min) e submetidas a estresse térmico nas temperaturas constantes de 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40°C. Dados expressos como média \pm desvio padrão.

Tempo X	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°
0Ciclo	1.25 \pm 1.88 Bb	4.16 \pm 0.12 Aa	2.11 \pm 0.06 Aab	1.64 \pm 0.09 Ab	2.15 \pm 0.10 Aab	2.48 \pm 0.07 Aab	4.15 \pm 0.22 Aa
1Ciclo	2.50 \pm 2.50 Ba	2.68 \pm 0.35 Aa	2.10 \pm 0.07 Aa	1.20 \pm 0.05 Aa	1.44 \pm 0.25 Aa	2.15 \pm 0.06 Aa	1.89 \pm 0.06 Ba
2Ciclos	5.57 \pm 0.28 Aa	2.12 \pm 0.16 Ab	2.12 \pm 0.04 Ab	1.34 \pm 0.04 Ab	1.29 \pm 0.13 Ab	2.02 \pm 0.06 Ab	1.65 \pm 0.21 Bb
3 Ciclos	4.89 \pm 0.22 Aa	3.18 \pm 0.11 Aab	2.39 \pm 0.16 Ab	1.78 \pm 0.08 Ab	1.56 \pm 0.11 Ab	2.40 \pm 0.09 Ab	1.31 \pm 0.18 Bb
Tempo Y	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°
0Ciclo	1.25 \pm 1.88 Bb	4.16 \pm 0.12 Aa	2.11 \pm 0.06 Aab	1.64 \pm 0.09 Ab	2.15 \pm 0.10 Aab	2.48 \pm 0.07 Aab	4.15 \pm 0.22 Aa
1Ciclo	2.50 \pm 2.50 ABa	2.68 \pm 0.35 Aa	2.10 \pm 0.07 Aa	1.20 \pm 0.05 Aa	1.44 \pm 0.25 Aa	2.15 \pm 0.06 Aa	1.89 \pm 0.06 Ba
2Ciclos	5.57 \pm 0.28 Aa	2.12 \pm 0.16 Ab	2.12 \pm 0.04 Ab	1.34 \pm 0.04 Ab	1.29 \pm 0.13 Ab	2.02 \pm 0.06 Ab	1.65 \pm 0.21 Bb
3 Ciclos	4.89 \pm 0.22 Aa	3.18 \pm 0.11 Aab	2.39 \pm 0.16 Ab	1.78 \pm 0.08 Ab	1.56 \pm 0.11 Ab	2.40 \pm 0.09 Ab	1.31 \pm 0.18 Bb
Tempo Z	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°
0Ciclo	1.25 \pm 1.88 Cb	4.16 \pm 0.12 Ba	2.11 \pm 0.06 Aab	1.64 \pm 0.09 Ab	2.15 \pm 0.10 Aab	2.48 \pm 0.07 Aab	4.15 \pm 0.22 Aa
1Ciclo	2.50 \pm 2.50 CBab	2.93 \pm 0.12 ABab	1.89 \pm 0.06 Aab	1.31 \pm 0.07 Ab	1.30 \pm 0.24 Ab	1.97 \pm 0.20 Aab	3.75 \pm 0.21 Aa
2Ciclos	5.63 \pm 0.38 Aa	1.76 \pm 0.17 ABb	1.76 \pm 0.09 Ab	1.03 \pm 0.03 Ab	1.35 \pm 0.19 Ab	2.08 \pm 0.07 Ab	1.28 \pm 0.06 Bb
3 Ciclos	4.02 \pm 0.40 Aba	1.67 \pm 0.03 Ab	1.60 \pm 0.07 Ab	1.03 \pm 0.03 Ab	1.08 \pm 0.11 Ab	1.45 \pm 0.15 Ab	1.05 \pm 0.05 Bb

*Médias seguidas pelas letras maiúsculas não diferem entre si nos ciclos ($p < 0,05$), em cada temperatura, em cada tempo. Médias seguidas pelas letras minúsculas não diferem entre si nas temperaturas ($p < 0,05$), em cada ciclo, em cada tempo.